

**OBSERVATIONS ÉCOLOGIQUES
SUR *HOLOTHURIA TUBULOSA*, *H. POLI* ET *H. FORSKALI*
(ECHINODERMATA-HOLOTHUROIDEA)
ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE *H. TUBULOSA*.**

par

Claude Massin (1) et Michel Jangoux

Laboratoire de Zoologie, Collectif de Bio-Ecologie, Université Libre de Bruxelles (Belgique).

Résumé

Trois Holothuries méditerranéennes, *Holothuria tubulosa*, *H. poli* et *H. forskali* ont été observées dans différents biotopes et la répartition des animaux en fonction des facteurs écologiques est discutée.

Le comportement alimentaire d'*H. tubulosa* a été étudié à l'aide de sable coloré. Cette espèce se nourrit de façon continue ; elle est détritiphage et s'alimente sélectivement des matériaux riches en matières organiques présents à l'interface eau-sédiment. L'estimation du temps de passage du sable dans le tube digestif (T_p) est donnée par les équations suivantes :

$T_p = 0,15 L_t - 2,1$ où L_t = longueur du tube digestif ;
 $T_p = 0,67 L_h - 3,3$ où L_h = longueur de l'animal.

En outre, l'étude cinétique de l'absorption du sable coloré par les Holothuries a permis d'établir les équations estimant l'« état d'avancement » du repas pour une durée alimentaire (T_e) donnée :

$L_e = 3,5 + 7,5 T_e$ où L_e = longueur digestive remplie après un temps T_e ;
 $le = 7,4 + 11 T_e$ où le = $(L_e/L_t) \times 100$.

Les observations effectuées avec le sable coloré ont également permis de subdiviser le tube digestif en trois parties pouvant être caractérisées par leurs fonctions physiologiques respectives. La première partie — zone de stockage du sable — s'étend de la bouche au sphincter marqué par l'inversion des couches musculaires de la paroi digestive. La deuxième partie — zone digestive *sensu stricto* — correspond *grosso modo* au segment digestif entouré par le réseau admirable ; c'est là que le sable stagne le plus longtemps. La dernière partie — zone d'élimination — se compose de la quasi-totalité du deuxième tronçon digestif descendant.

La comparaison des observations et des résultats obtenus avec les données de la littérature indique que *H. tubulosa* est l'homologue méditerranéen de l'Holothurie indo-pacifique *Holothuria atra*.

Introduction

Les observations écologiques se rapportant aux Holothuries des mers d'Europe et, plus particulièrement, aux Aspidochirotés sont fort rares. Les renseignements donnés par les ouvrages généraux (Ludwig, 1889-91 ; Hérouard, 1889 ; Hyman, 1955) et les faunes (Køehler, 1921, 1927 ; Tortonese, 1965) peuvent se résumer comme suit : *Holothuria tubulosa*, *H. poli* et *H. forskali* vivent, souvent associés, dans les

(1) Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique (F.N.R.S.).

herbiers de Phanérogames, sur le sable, la vase ou les rochers. On les rencontre depuis les premiers mètres d'eau jusqu'à une profondeur de 20 à 30 m (100 m pour *H. forskali*) ; ce sont donc des espèces littorales. Avec le sable, leur tube digestif renferme tous les détritiques que l'on peut trouver sur le fond : coquilles de Mollusques, fragments de Crustacés, de Vers, de Coraux, Foraminifères, Radiolaires, Diatomées, spicules d'Eponges, Bryozoaires, feuilles de Posidonies... (Ludwig, 1889-91 ; Oomen (1), 1926). *H. tubulosa* et surtout *H. poli* (Crump, 1965) ont l'habitude de se couvrir d'algues, de grains de sable et de feuilles de Posidonies alors que *H. forskali* a toujours la peau nue. Seule cette dernière possède des tubes de Cuvier mais toutes trois sont capables de s'éviscérer par l'anus lorsqu'on les manipule trop brutalement. Ce sont des animaux qui se déplacent peu.

Matériel et méthodes.

Les observations furent effectuées de jour sous les moulières de la baie de Tamaris, à la presqu'île de Saint-Mandrier (« station d'épuration »), à la plage de Fabregas et au Brusç (Fig. 1). Ces différentes

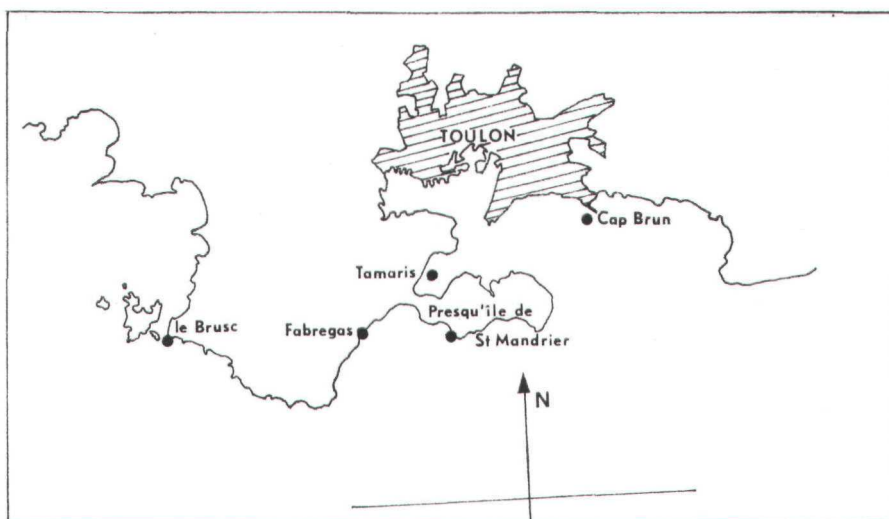


FIG. 1
Points de prélèvements et d'observations.

localités représentent deux biotopes bien distincts : une zone calme où poussent peu de Phanérogames, à fond sablo-vaseux riche en matières organiques (Tamaris) et des zones sablo-rocheuses, battues et à nombreuses Posidonies (Saint-Mandrier, Fabregas, le Brusç).

Pour l'étude du comportement alimentaire, seule l'espèce *H. tubulosa* a été utilisée. Les individus récoltés soit à Tamaris soit à

(1) Dans son texte, Oomen nous dit travailler sur *Holothuria stellati*, espèce considérée en fait comme une variété d'*H. tubulosa*. Cependant, la description des individus et leur comportement général font penser qu'il s'agit plus exactement d'*H. poli*.

Fabregas ont été gardés en captivité dans trois cages (Fig. 2), installées sous les moulières, à 6 m de profondeur.

Afin de suivre le cheminement du sable dans le tube digestif, nous avons utilisé du sable coloré vert et rouge (Biltris Aquarium-products, 8200 Brugge Belgique). Ce dernier est composé à 95 p. 100 de grains dont la taille oscille entre 0,3 et 1,2 mm, sa densité est de 1,4794 et à 100 g humide correspond 78,12 g sec. Le sable a été coulé sur le fond des cages en une couche d'environ 5 à 10 mm d'épaisseur et nous avons attendu 4 à 5 jours afin qu'il s'enrichisse en matières organiques. On y a déposé ensuite des *Holothuries* et, après 30 minutes puis toutes les heures, deux individus ont été

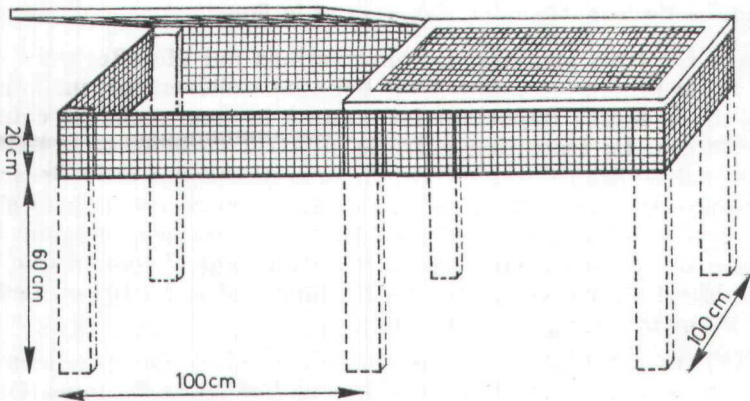


FIG. 2

Représentation d'une cage : la partie pointillée correspond aux éléments enfouis dans le sol.

disséqués. Les dissections se poursuivent jusqu'à ce que tout le tube digestif se soit rempli de sable coloré. Les individus survivants sont alors déposés sur un sable d'autre couleur et la manipulation recommence (au total quatre transits digestifs ont été réalisés). Pour chaque *Holothurie* sacrifiée on mesure la longueur totale du corps et celle du tube digestif, la longueur digestive « colorée », le poids frais de l'animal et du contenu digestif. Il est important de signaler que, pour ces manipulations, toutes les *Holothuries* avaient au temps zéro le tube digestif normalement rempli de sable.

OBSERVATIONS ET RÉSULTATS.

A. Habitat et comportement général.

1) Baie de Tamaris.

La profondeur varie ici de 2 à 10 m et la seule espèce d'*Holothurie* qu'on y trouve est *H. tubulosa*. Les animaux vivent exclusivement sur le sable en l'absence de substrat dur, c'est-à-dire de points d'ancrage

possibles. Ils semblent se déplacer assez bien car on observe rarement des accumulations de fèces derrière eux ; au contraire, les excréments sont généralement disposés en ligne. Les Holothuries sont souvent bien apparentes, parfois dissimulées entre les algues et les zostères, et rarement recouvertes de sable ou de détritrus divers. A Tamaris, la densité de la population d'*H. tubulosa* est très faible (moins d'un individu par 50 m²) ; par contre, les spécimens sont de grande taille : souvent plus de 20 cm de long pour un poids total de 250 g au moins. Le contenu digestif est essentiellement composé de sable et de débris calcaires ; il y a peu de végétaux. Les Holothuries se nourrissent de jour comme de nuit.

2) Presqu'île de Saint-Mandrier, Fabregas et le Brusc.

Dans ces trois localités, les observations ont été effectuées entre 0 et 7 m de profondeur. Aux trois lieux de prélèvement, un banc de sable plus ou moins important fait suite à la zone rocheuse couverte de Posidonies. La transition entre le substrat rocheux et le substrat meuble peut se faire de manière très nette (Fabregas et le Brusc) ou assez progressivement, les étendues de sable entre les rochers s'élargissant peu à peu (Saint-Mandrier). Dans tous les cas, la faune holothurienne est présente en abondance et on peut s'étonner que, lors de la publication d'observations faunistiques faites au Brusc, Ledoyer (1962) ne mentionne pas ces animaux.

D'une manière générale, les espèces étudiées ne se rencontrent ni sur les grandes étendues de sable ni sur la roche nue. On les trouve plus volontiers, soit dans l'herbier proprement dit, soit dans des petites cuvettes formées par les rochers et dont le fond est garni de sable. Dans l'herbier, on les rencontre sur le lavis de racines couvert par endroit d'un peu de sable et de débris divers. Elles se tiennent souvent dans des anfractuosités.

H. tubulosa est fréquemment recouverte de feuilles de Posidonies et de sable assez grossier, presque du gravier, couverture qui cependant ne s'étend jamais à tout le corps. Au contraire, *H. poli* est très souvent entièrement tapissée d'une fine couche de sable et de feuilles de Posidonies, ce qui rend l'animal presque invisible. Sable et feuilles sont collés au corps grâce à un film muqueux sécrété par la peau ; les ventouses ambulacraires peuvent également intervenir pour retenir les fragments de Posidonies. Il arrive que le mucus incrusté de sable se détache par endroit : l'Holothurie donne alors l'impression de muer. Des *H. poli* draguées au Cap Brun (Fig. 1) par 25 m de fond étaient moins bien protégées sans qu'il y ait cependant de variation de la pigmentation.

A Fabregas, *H. tubulosa* et *H. poli* s'éloignent rarement de l'herbier. Ce n'est que par temps calme qu'on peut en apercevoir sur les grandes étendues de sable mais jamais à plus d'un ou deux mètres des Posidonies. A Saint-Mandrier, les Holothuries qui vivent sur les zones sableuses sont toujours à proximité d'un rocher ou d'un point d'ancrage quelconque qu'elles rejoignent en cas de mauvais temps. A l'opposé des dires de Crump (1965), ces animaux ne se cachent pas pendant la journée. Aux deux localités précitées ainsi qu'au Brusc, les *Holothuria* ne se déplacent guère.

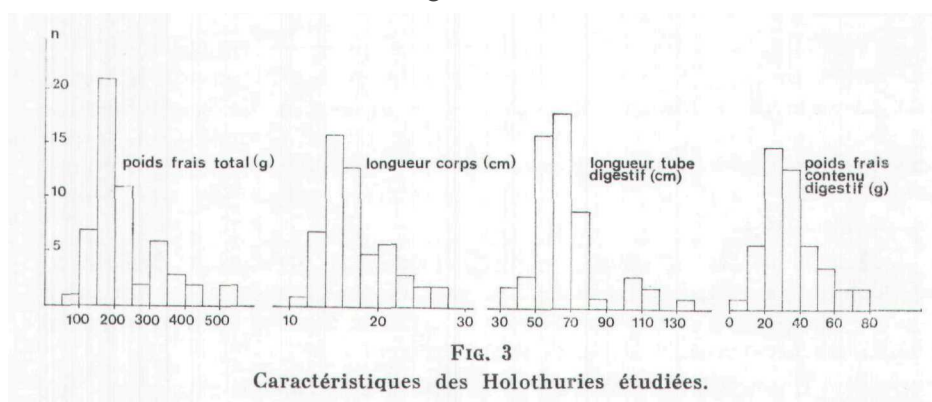
Les tubes digestifs d'*H. tubulosa* et *H. poli* renferment tous les débris prévus. Nous y avons remarqué beaucoup de coquilles de Mollusques, pour la plupart intactes (Cerithiopsidae, Rissoidae, Cerithidae, Rissoellidae, Barleibae, Arcidae) et de nombreux morceaux de tests et d'épines d'Oursins. La granulométrie du « sable digestif » est très variable ; il n'y a pas de sélection de taille et la seule limite imposée est le diamètre du tube digestif. Le contenu digestif est essentiellement fonction des disponibilités locales et les Holothuries semblent peu soucieuses d'une espèce de nourriture bien sélectionnée.

Au contraire des deux autres espèces, *H. forskali* ne se camoufle jamais et est assez apparente sur le fond. Paradoxalement, nous ne l'avons jamais observée sur le sable alors que son contenu digestif indique clairement qu'elle s'en nourrit ; les spécimens récoltés provenaient, soit de l'herbier, soit de parois rocheuses. Signalons ici que le seuil d'irritabilité pour qu'un individu décharge ses tubes de Cuvier est très variable.

Pour les trois espèces, les petits individus sont particulièrement rares, du moins en juin et juillet (période d'observation). Ceux que nous avons trouvés (5 cm de long) sont des *H. poli* qui se trouvaient au plus dense des Posidonies. Au point de vue de la taille, les populations sont très homogènes (une longueur moyenne de 16 cm pour un poids de 180 à 200 g) ; de plus, elles sont très localisées et, en général, assez denses (jusqu'à 10 Holothuries par m²). Dans les trois localités prospectées, *H. poli* est la plus abondante, *H. forskali* la plus rare.

B. Comportement alimentaire.

Les caractéristiques des animaux étudiés (*H. tubulosa*) sont rassemblées dans la figure 3. Les Holothuries de moins de 300 g proviennent de l'herbier de Fabregas, les autres de la baie de Tamaris.



Comme nous l'avons signalé précédemment, les expériences d'alimentation ont été réalisées avec du sable coloré « enrichi » par un séjour au fond de l'eau. Des observations préliminaires ont en effet montré que, utilisé tel quel en mélange dans un rapport 1/1 avec le sable du fond, le sable coloré n'est pas prélevé par les animaux. Dans ces conditions, les Holothuries ingèrent sélectivement et quasi exclu-

sivement le sable du fond. *H. tubulosa* est donc capable de reconnaître les particules revêtues de matières organiques et cette reconnaissance se fait sans doute à partir de récepteurs gustatifs localisés au niveau des podia péri-buccaux.

1) Temps de passage du sable dans le tube digestif.

Le tableau 1 réunit mesures et résultats obtenus. L'avancement du front de sable coloré a été suivi cinétiquement et il est possible, connaissant pour chaque individu la longueur totale du tube digestif et la longueur du segment coloré après différentes périodes d'alimentation, de calculer le temps de passage présumé, c'est-à-dire le temps que mettra le front de sable pour parcourir la distance bouche-anus. Ce temps n'est pas nécessairement l'exact reflet de la réalité car pour l'établir on doit supposer que la vitesse d'avancement du sable est constante tout le long du tube digestif. Il faut donc considérer les temps de passage calculés comme autant de valeurs approchées, valeurs qui, de plus, ne nous renseignent aucunement sur ce qui se passe dans l'animal, ce dernier pouvant être assimilé à une « boîte noire ».

Cela étant dit, il est aisé de calculer l'équation de la droite donnant le temps de passage en fonction, soit de la longueur du tube digestif (Lt), soit de la longueur de l'animal (Lh), ce qui nous donne :

$$\begin{array}{ll} \text{Tp} = 0,15 \text{ Lt} - 2,10 & \text{pour } r^{(1)} = 0,716 \\ \text{Tp} = 0,67 \text{ Lh} - 3,30 & \text{pour } r = 0,606 \end{array}$$

Pour l'établissement de ces équations, seuls les individus dont l'indice coloré était inférieur à 100 ont été utilisés. S'il est évidemment plus simple de mesurer la longueur du corps plutôt que celle du tube digestif, ce dernier paramètre est cependant beaucoup plus fiable. En effet, les possibilités d'extension et de contraction du corps de l'Holothurie sont considérables.

Les équations obtenues montrent que, pour un animal de 65 cm de longueur digestive (environ 16 cm de longueur du corps), le temps de passage du sable est de sept heures et demie. Ce temps semble quelque peu trop élevé car, après sept heures d'alimentation, toutes les Holothuries examinées avaient le tube digestif entièrement coloré (tableau 1, n° 46 à 51) ; il n'en constitue pas moins une bonne approximation.

Les résultats rassemblés dans le tableau 1 permettent également de calculer les équations estimant, soit la position du front de sable coloré (Lc), soit l'indice de coloration du tube digestif (Ic) en fonction de la durée d'alimentation (Te).

$$\begin{array}{ll} \text{Lc} = 3,5 + 7,5 \text{ Te} & \text{pour } r = 0,885 \\ \text{Ic} = 7,4 + 11 \text{ Te} & \text{pour } r = 0,842 \end{array}$$

On ne peut qu'insister sur l'intérêt de telles formules. En effet, pour autant que des Holothuries acceptent de se nourrir du mélange qu'on leur présente, les équations précédentes permettent non seulement de suivre mais également de contrôler l'alimentation.

(1) r = coefficient de corrélation.

TABLEAU 1
Mesures et résultats expérimentaux

Numéro d'ordre	Durée d'alimentation en h (Te)	Longueur du tube digestif en cm (Lt)	Longueur digestive colorée en cm (Lc)	Lc/heure	Indice de coloration ⁽¹⁾ (Ic)	lc/heure	Longueur de l'animal (Lh)	Temps de passage présumé (Tp) ⁽²⁾
1	0,5	74	2	4,0	2,7	5,2	19,0	19,2
2	0,5	77	6	12,0	7,8	15,6	22,0	6,4
3	0,5	68	5	10,0	7,3	14,6	18,0	6,9
4	0,5	72	5	10,0	7,0	14,0	15,0	7,1
5	0,5	46	4	8,0	8,7	17,4	15,0	5,8
6	0,5	41	8	16,0	19,5	39,0	13,0	2,6
7	1	57	5	5,0	8,8	8,8	14,0	11,4
8	1	103	10	10,0	9,7	9,7	25,0	10,3
9	1	63	17	17,0	27,0	27,0	16,0	3,7
10	1	75	9	9,0	12,0	12,0	16,0	8,3
11	1	52	11	11,0	21,5	21,5	17,0	4,7
12	1	46	10	10,0	21,7	21,7	12,0	4,6
13	2	66	17	8,5	25,7	12,9	17,5	7,8
14	2	50	27	13,5	54,0	27,0	14,0	3,7
16	2	134	11	5,5	8,2	4,1	27,0	24,4
15	2	54	19	9,5	35,2	17,6	18,0	5,7
17	2	63	21	10,5	33,3	16,7	17,0	6,0
18	3	50	34	11,3	68,0	22,6	11,0	4,4
19	3	74	44	14,6	59,4	19,8	14,0	5,0
20	3	62	34	11,3	54,8	18,3	15,0	5,5
21	3	69	32	10,6	47,4	15,8	20,0	6,3
22	3	110	18	6,0	16,3	5,4	24,0	18,5
23	3	61	20	6,6	33,5	11,1	16,0	9,0
24	4	61	42	10,5	68,8	17,2	17,0	5,8
25	4	54	32	8,0	59,2	14,8	17,5	6,8
26	4	51	29	7,3	56,8	14,2	16,0	7,0
27	4	103	46	11,5	44,6	11,2	20,0	8,9
28	4	57	33	8,3	57,9	14,5	15,5	6,9
29	4	78	20	5,0	25,6	6,4	21,0	15,6
30	4	67	35	8,8	52,2	13,1	20,0	7,6
31	5	39	35	7,0	89,7	17,9	12,0	5,6
32	5	65	37	7,4	57,0	11,4	19,0	8,8
33	5	111	62	12,4	55,8	11,2	27,0	8,9
34	5	58	44	8,8	75,8	15,2	16,0	6,6
35	5	61	38	7,6	62,3	12,5	15,0	8,0
36	5	54	34	6,8	63,0	12,6	13,0	7,9
37	6	75	75	—	100	—	21,0	5 à 6
38	6	71	66	11,0	93,0	15,5	18,0	6,5
39	6	58	50	8,3	86,2	14,4	14,0	6,9
40	6	68	46	7,7	67,6	11,3	14,0	8,9
41	6	70	40	6,7	57,1	9,5	23,0	10,5
42	6	55	55	—	100	—	14,0	5 à 6
43	6	102	45	7,5	44,1	7,4	20,0	13,5
44	6	69	39	6,5	56,5	9,4	17,0	10,6
45	6	57	37	6,2	64,9	10,8	13,0	9,3
46	7	52	52	—	100	—	14,0	6 à 7
47	7	66	66	—	100	—	16,0	6 à 7
48	7	62	62	—	100	—	14,0	6 à 7
49	7	69	69	—	100	—	15,0	6 à 7
50	7	56	56	—	100	—	14,0	6 à 7
51	7	60	60	—	100	—	14,0	6 à 7

(1) $Ic = (Lc/Lt) \times 100$.
(2) $Tp = Lt/Lc$ par heure.

2) Cheminement du sable dans le tube digestif

Par l'étude cinétique, nous avons pu suivre d'heure en heure la progression du sable dans le tube digestif d'*H. tubulosa*. Cela nous a permis de délimiter l'appareil digestif en trois tronçons **définis** par **leur** fonction respective : stockage, digestion et élimination.

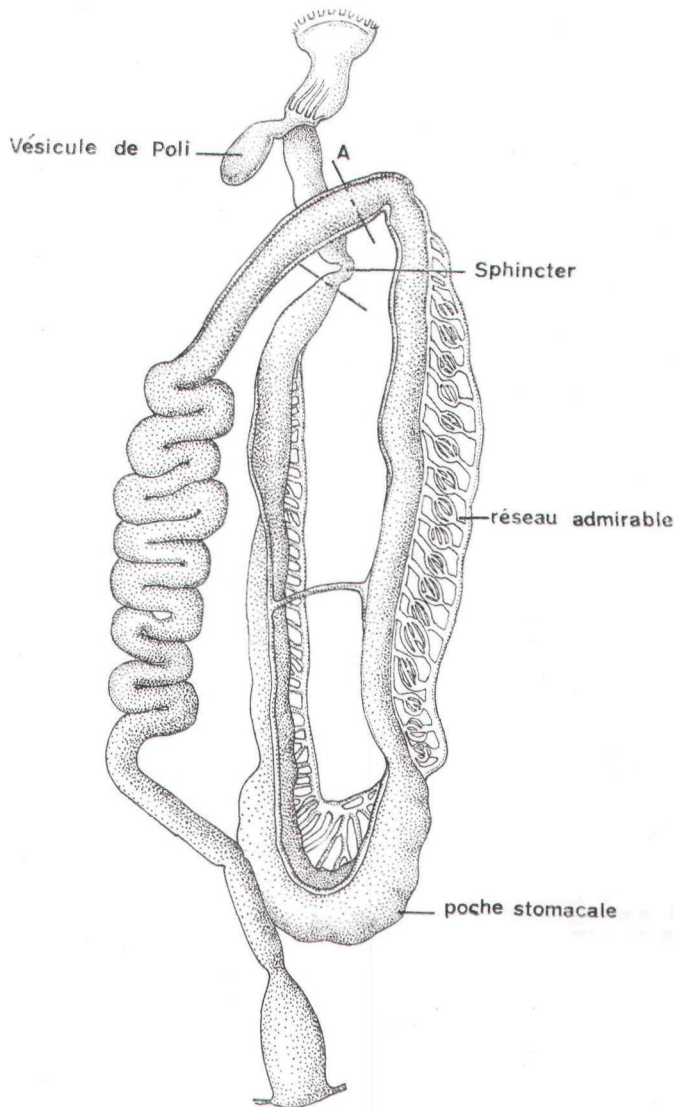


FIG. 4

Schéma du tube digestif d'*Holothuria tubulosa* (adapté d'Oomen, 1926).

Le tronçon de stockage s'étend de la bouche au sphincter, ce dernier correspondant au point d'inversion des couches musculaires de la paroi digestive ; c'est aussi un point de rupture en cas d'éviscération. Ce tronçon recouvre en fait la zone pharyngienne et le début de l'œsophage (Fig. 4). Il peut considérablement se dilater — surtout

la partie allant de la bouche à la couronne calcaire — et l'Holothurie est capable d'y emmagasiner de grandes quantités de sable. L'emmagasinage de sable dans le segment pharyngien est la conséquence de la fermeture du sphincter œsophagien. Celui-ci peut rester fermé plusieurs heures, ce qui entraîne une forte dilatation de l'œsophage, l'Holothurie n'arrêtant pas pour autant de pelleter du sable. Lors du relâchement des muscles du sphincter, le sable passe dans la deuxième partie du tractus digestif ou tronçon digestif à proprement parler.

Le tronçon digestif court du sphincter au début du deuxième segment descendant ; il déborde quelque peu la zone enserrée dans le *rete mirabile* développé par le système hémal. Le diamètre du long cylindre de sable qui parcourt le tronçon digestif est fixé lors du passage du sphincter ; il reste constant, même lors de la traversée de zones relativement dilatées («poche stomacale», Fig. 4). En d'autres termes, la gangue muqueuse protectrice, sécrétée au début du tronçon digestif et qui enrobe le sable, garde une consistance égale : il n'y a pas de fluidification suffisante du mucus pour entamer la cohésion du cylindre de sable. La vitesse de progression du sable est ici assez lente et tout se passe comme s'il existait un frein dans la zone de séparation entre les deux derniers tronçons (Fig. 4, A). C'est incontestablement dans le tronçon médian que le sable stagne le plus longtemps : c'est ici que doit se faire l'extraction et l'absorption de la matière organique. Signalons enfin que certains individus présentaient entre le sphincter et la poche stomacale un segment vide de sable alors que, parallèlement, leur pharynx était particulièrement dilaté. Cette observation montre clairement qu'il existe à ce niveau un mécanisme de régulation : l'ouverture du sphincter ne se réalise que lorsque le tronçon digestif s'est partiellement vidé de son contenu.

Le dernier tronçon ou tronçon d'élimination présente fréquemment de larges circonvolutions médianes. C'est là que se constituent les chapelets de pelotes fécales. Une fois formés, ces chapelets sont éliminés brutalement par contraction de la musculature des parois, phénomène qui entraîne une augmentation très sensible de la vitesse de progression du sable. Il n'est pas exclu que, dans sa partie la plus antérieure, ce tronçon ait également une fonction d'absorption.

DISCUSSION.

A. Habitat et comportement général.

Incontestablement, les *H. tubulosa* de la baie de Tamaris sont soumises à des conditions assez particulières : herbiers clairsemés et très faible agitation hydrodynamique favorisant la dispersion des individus et leur présence sur les grandes surfaces de sable. De plus, la très faible densité de population et la structure de celle-ci (individus de très grande taille) amènent à penser qu'il s'agit d'une population en voie d'extinction. En effet, depuis quatre ans, la quantité d'Holothuries diminue sensiblement chaque année et tout porte à croire que

les conditions permettant le bon développement des larves ne sont plus remplies. Le gigantisme de la population résiduelle indique bien que les conditions de vie des adultes sont excellentes et on peut imaginer que ce sont les apports terrigènes récents (construction d'un petit port) qui ont modifié la qualité de l'eau de la baie, s'opposant ainsi au développement des larves.

Au contraire, les herbiers de Posidonies de Saint-Mandrier, de Fabregas et du Brusc semblent nettement plus favorables à la dynamique des populations holothuriennes. Les conditions de développement des larves et des jeunes paraissent très bonnes ; les populations sont denses mais la taille moyenne des adultes est bien inférieure à celle des Holothuries de Tamaris, ce qui est peut-être lié aux apports alimentaires. En effet, dans l'herbier, les densités de population relativement élevées amènent un passage fréquent dans le tube digestif de la petite quantité de sable disponible, ne laissant pas ainsi le temps aux particules de se recharger complètement en matières organiques. D'autre part, au niveau des étendues de sable où l'agitation permanente (présence de ripplemarks) s'oppose au développement d'une flore bactérienne (Sanders et coll., 1962), les sédiments sont pauvres. De toute façon, les Holothuries ne se risquent guère sur les grandes surfaces de sable où l'absence de points d'ancrage en cas de mauvais temps (les espèces observées sont incapables de s'enfouir) et une luminosité trop abondante les tiennent à l'écart.

Il est difficile d'expliquer pourquoi on trouve aussi peu de petits individus. Peut-être est-ce dû aux méthodes de récolte car il est hasardeux de repérer de petits individus dans le fouillis quasi inextricable qu'est l'assise d'un herbier. Peut-être aussi est-ce dû au mode de croissance de ces animaux. Divers auteurs signalent en effet que, bien qu'il faille attendre plusieurs années pour obtenir un individu adulte, la croissance pendant la première année est très rapide, ce qui expliquerait ainsi la pauvreté en petits spécimens (Mitsukuri, 1903 ; Edwards, 1909 ; Rutherford, 1973).

En fait, les Holothuries doivent principalement se protéger contre trois dangers : l'agitation hydrodynamique, l'action d'éventuels prédateurs et l'effet de la lumière. Les mouvements de l'eau sont incontestablement un des facteurs limitant la dispersion des Holothuries et entraînant un comportement sédentaire. Cette constatation rejoint celle faite par Yamanouchi (1939) sur les Holothuries des récifs de Palao.

Quant à l'action des prédateurs, *H. poli* et *H. tubulosa* peuvent la contrecarrer par leur faculté de contraction et l'extrême durcissement de leurs téguments, les mettant à l'abri des morsures (Serra-Vonbuddenbrock, 1963). Elles ont, de plus, comme d'autres espèces, la peau et les organes internes toxiques (Arvy, 1954 ; Bakus, 1968 et 1973). *H. forskali*, par contre, a toujours la peau molle ; elle est incapable de durcir ses téguments mais possède en compensation des tubes de Cuvier qui lui assurent une protection mécanique par leurs propriétés adhésives (Crozier, 1915 a ; Endean, 1957 ; Müller et coll., 1970 ; Müller et Zahn, 1972) et chimique, par leur haute toxicité (Nigrelli, 1952 ; Bakus, 1968).

La plupart des Holothuries ont un phototropisme négatif

(Ludwig, 1889-91 ; Crozier, 1914-1915 ; Yamanouchi, 1929-1956 ; Berril, 1966 ; Smith, 1962 ; Crump, 1965 ; Pawson, 1966 ; Bakus, 1968). Aussi ont-elles tendance à se cacher le jour soit dans les anfractuosités ou au fond d'un herbier, soit sous la protection de débris divers, principalement des grains de sable et des feuilles de végétaux. *H. poli* se couvrant plus efficacement que *H. tubulosa*, il est normal que ses activités diurnes soient plus importantes (Crump, 1965 et observations personnelles). Comme le montrent les *H. poli* draguées au Cap Brun, le besoin de protection diminue avec la profondeur, phénomène également constaté pour *H. atra* (Bonham et Held, 1963). *H. forskali* ne se cache pas de la lumière ; la qualité et la densité de son pigment dermique lui assurent sans doute une protection suffisante. Les *H. forskali* récoltées en eaux plus profondes sont d'une couleur beaucoup plus claire, tendant vers le brun-jaune (Kœhler, 1921 et 1927 ; Tortonese, 1965). Des décolorations similaires ont également été observées chez d'autres espèces (Smith, 1962). Parallèlement à la baisse de l'intensité lumineuse, on assiste donc chez les Holothuries à une diminution de la protection artificielle (camouflage) ou naturelle (pigmentation).

B. Comportement alimentaire.

L'inventaire des contenus stomacaux examinés est semblable à celui qu'a dressé Bakus (1973) pour les Holothuries tropicales. Comme lui, nous n'avons remarqué ni abrasion ni dissolution des éléments calcaires, si fins soient-ils, lors de leur passage dans le tube digestif. *H. tubulosa* et *H. poli* ne sélectionnent pas de particules alimentaires de taille déterminée et il n'y a pas de relation entre la taille des individus et la granulométrie des sédiments, contrairement à ce qu'a pu observer Sanders (1958). De même, les Holothuries étudiées n'ont pas de préférence pour l'un ou l'autre type de sédiment ou de détritus et, s'il y a peu de sable, elles se nourriront volontiers de feuilles de Posidonies ou de tout autre substrat riche en matières organiques (Oomen, 1926 et observations personnelles).

On peut dire, en utilisant la terminologie de Walker et Bambach (1974), que ces trois espèces d'Holothuries sont des « deposit feeders, sediment-water interface selective ». En effet, outre qu'elles se nourrissent sélectivement des matériaux présents à l'interface eau-sédiment, elles sont capables de faire une discrimination entre les particules riches et pauvres en éléments nutritifs et prélèvent sélectivement les premières (Tanaka, 1958 et observations personnelles).

L'importance des populations d'Holothuries psammivores dans certaines zones littorales, principalement sous les tropiques, a amené plusieurs auteurs à tenter de calculer la quantité de sable que peuvent déplacer ces animaux. Pour le faire, ils ont établi le temps mis par le sable pour aller de la bouche à l'anus (« temps de passage »). Crozier (1918), observant *in situ* la formation de fèces chez *Stichopus moebi*, estime qu'il faut 5 à 6 heures pour que le tube digestif se remplisse de sable et, selon Yamanouchi (1929), *Caudina chilensis* renouvelle son contenu digestif en 2 à 3 heures. Yama-

nouchi (1939) a fait jeûner des Holothuries appartenant à différentes espèces (*Holothuria atra*, *H. edulis*, *H. scabra*, *H. bivitata*, *H. flavomaculata* et *Stichopus variegatus*) et a constaté que, dans ces conditions, le remplissage digestif prend de 2 à 5 heures. Nous n'avons malheureusement pas pu nous procurer les travaux de Trefz qui, en 1956 (in Bakus, 1973), à l'aide de coquilles colorées, obtint des temps de passage variant de 10 à 36 heures chez *H. atra*. Le même auteur (1958, in Bonham et Held, 1963), toujours chez *H. atra*, obtint des temps de 12 heures pour des animaux dont la taille moyenne était de 30 cm. D'après Tanaka (1938), des *Stichopus japonicus* à jeûn mettent 5 heures pour se gorger de sable. Enfin Bakus (1968), à partir de l'observation d'un seul individu d'*Holothuria difficilis*, estime que le temps de passage du sable est de 15 heures.

Ces résultats sont très hétéroclites car, non seulement il s'agit presque toujours d'espèces différentes mais, de plus, les conditions expérimentales sont souvent très particulières. Il est évident que les réactions d'un animal au tube digestif vide seront essentiellement différentes de celles d'un animal gorgé de sable. De même, les résultats obtenus en aquarium sont toujours très variables et généralement peu fiables (Yamanouchi, 1939). En fait, le seul auteur dont nous pouvons utiliser les résultats d'un point de vue comparatif est Trefz (1958, in Bonham et Held, 1963) qui établit une équation donnant le temps de passage en fonction de la longueur du corps. L'équation de Trefz ($T = 5,3 + 0,233 L$), appliquée à nos sujets, donne pour un animal de 15 cm de long un temps de passage d'environ 9 heures, soit une heure et demie de plus que ce que prévoit notre équation. Il faut signaler que Trefz a travaillé avec des *H. atra* de 25 à 38 cm de long alors que la longueur moyenne des *H. tubulosa* étudiées n'est que de 16 cm ; cela explique fort probablement la différence entre les résultats. En effet, Yamanouchi (1929), dans une étude statistique sur *Caudina chilensis*, a montré, suivant que l'on travaille avec de petites ou de grandes Holothuries, que les coefficients de l'équation résultant de la comparaison de deux variables ne sont pas les mêmes.

Il existe encore un autre facteur à l'origine de l'hétérogénéité des valeurs de temps de passage obtenues par les différents auteurs : toutes les Holothuries ne s'alimentent pas de façon continue (tableau 2).

TABLEAU 2
Type d'alimentation

Alimentation continue		Alimentation discontinue	
Espèces	Auteurs	Espèces	Auteurs
<i>Holothuria atra</i>	Yamanouchi 1939 Bonham et Held 1963	<i>Holothuria scabra</i> <i>H. vitiensis</i> <i>H. bivitata</i>	Yamanouchi 1939
<i>H. edulis</i> <i>H. flavomaculata</i> <i>H. leucospilota</i>	Yamanouchi 1939	<i>H. lecanora</i> <i>Stichopus</i>	
<i>Stichopus japonicus</i>	Yamanouchi 1942 Tanaka 1958	<i>S. moebi</i> <i>variegatus</i>	Crozier 1918
<i>Caudina chilensis</i>	Yamanouchi 1929		

Incontestablement, *H. tubulosa* se range parmi les espèces à alimentation continue. Les autres interrompent les repas par des périodes de repos plus ou moins longues durant lesquelles le tube digestif se vide progressivement. Selon les cas, la vidange digestive sera totale ou seulement partielle (Yamanouchi, 1956).

Selon la définition de Yamanouchi (1939) et de Tanaka (1958) et dans le cas d'Holothuries se nourrissant de façon continue, le temps que mettent des animaux isolés à vider entièrement leur tube digestif de son contenu équivaut au temps de digestion. Calculé de cette façon, le temps de digestion de *Stichopus japonicus* est de 12 heures pour Isono (*in* Tanaka, 1958), de 21 heures pour Choe (*in* Anderson, 1966), de 25 à 30 heures pour Tanaka (1958). Ces valeurs sont d'autant plus absurdes que l'on sait que le « temps de remplissage » du tube digestif de cette espèce n'est que de 5 heures (Tanaka, 1958). La définition des auteurs japonais nous semble assez inappropriée et il nous paraît plus logique de définir le temps de digestion comme suit : temps nécessaire au tube digestif pour extraire du bol alimentaire un maximum d'éléments nutritifs. Le temps de digestion ne peut donc être supérieur au temps de passage du sable.

Pour terminer, rappelons que l'étude cinétique de la progression du sable coloré dans le tube digestif d'*H. tubulosa* nous a permis de diviser le tractus digestif en trois tronçons : un tronçon de stockage ou d'emmagasinement des sédiments, correspondant plus ou moins à la partie digestive précédant la couronne calcaire et caractérisé par une importante faculté de dilatation ; un tronçon digestif à proprement parler, courant du sphincter œsophagien à la fin de la zone insérée dans le *rete mirabile* du système hémal. Dans ce tronçon, le sable se déplace lentement et tout indique, comme l'estimaient déjà Oomen (1925), Kawaguti (1964) et Rosati (1968), que c'est à ce niveau que les éléments nutritifs sont extraits et absorbés ; enfin, un tronçon dit d'élimination dont une des fonctions est la constitution et l'éjection des pelotes fécales.

En conclusion, nos observations sur *H. tubulosa* et certaines données de la littérature (Yamanouchi, 1939 ; Bonham et Held, 1963 ; Bakus, 1973) nous amènent à penser que cette espèce est à la Méditerranée ce que *H. atra* est à l'Indopacifique. Ces deux Holothuries ont, en effet, beaucoup de points communs. Outre une grande ressemblance (anatomie et aspect général), elles ont le même comportement et occupent la même niche écologique. De plus, leurs vitesses de nutrition sont semblables et elles vivent fréquemment en association, l'une avec *H. forskali*, l'autre avec *H. leucospilota*, ces dernières présentant également entre elles de nettes ressemblances (présence de tubes de Cuvier, peau nue jamais camouflée, téguments mous non contractiles...).

Nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance à M. le professeur J. Bouillon qui nous a permis de réaliser ce travail au sein de son laboratoire. Notre gratitude va également à M. le professeur G. Pérès qui a eu l'amabilité de nous accueillir dans le laboratoire de Physiologie marine de Tamaris. Nous nous devons également de remercier tout le personnel de la station de Tamaris et, plus particulièrement, M. A. Rigal pour sa gentillesse, sa compréhension et son aide dans nos problèmes matériels.

Summary

Ecological observations on *Holothuria tubulosa*, *H. poli* and *H. forskali* (Echinodermata - Holothuroidea) and feeding behaviour of *H. tubulosa*.

Three mediterranean holothurians *Holothuria tubulosa*, *H. poli* and *H. forskali* have been observed in different places and the distribution of the animals according to ecological factors is being discussed.

The alimentary behaviour of *H. tubulosa* has been studied by using coloured sand. This species takes food continually and is a « deposit feeder sediment-water interface selective ». The time estimation between the ingestion and the egestion of sand (T_p) is given by the following equations:

$T_p = 0.15 L_t - 2.1$ where L_t is the length of the digestive tract,

$T_p = 0.67 L_h - 3.3$ where L_h is the animal length.

Further the cinetic study of the ingestion of coloured sand by the holothurians has allowed to establish the equations estimating the « advancing state » of the meal for a given feeding time (T_e):

$L_e = 3.5 + 7.5 T_e$ where L_e is the digestive length filled after a time T_e ;

$l_c = 7.4 + 11 T_e$ where $l_c = (L_c/L_t) \times 100$.

The observations with coloured sand have also allowed the subdivision of the digestive tract in three parts characterized by their respective physiological functions. The first part—zone of sand accumulation—runs from mouth to sphincter marked by the inversion of the muscular layers of the digestive tract. The second part—digestive zone *sensu stricto*—corresponds more or less to the digestive segment surrounded by the *rete mirabile*; it is the part where the sand stays the longest. The last part—elimination zone—is consisted by almost all the second descending digestive section.

The observations and the results obtained, compared with the literature information point out that *H. tubulosa* is the mediterranean homologue of the indo-pacific holothurian *Holothuria atra*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDERSON, J.M., 1966. — Aspect on nutritional physiology. In: Physiology of Echinodermata, pp. 329-357, R.A. Booloootian ed., Intersciences, New York.
- ARVY, L., 1954. — Toxicité des tissus d'*Holothuria tubulosa*, *H. poli* et *H. impatiens* pour quelques Vertébrés. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 239, pp. 1432-1434.
- BAKUS, G.J., 1968. — Defence mechanisms and ecology of some tropical holothurians. *Mar. Biol.*, 2, pp. 23-32.
- BAKUS, G.J., 1973. — The biology and the ecology of tropical holothurians. *Biol. Geol. Coral Reefs*, 2, pp. 325-367.
- BERRIL, M., 1966. — The ethology of the synaptid holothurian. *Opheodesoma spectabilis*. *Can. J. Zool.*, 44, pp. 457-482.
- BONHAM, H. and HELD, E.E., 1963. — Ecological observations on the sea cucumbers *Holothuria atra* and *H. leucospilota* at Rongelap atoll, Marshall Islands. *Pac. Sci.*, 17, pp. 305-314.
- CROZIER, W.J., 1914. — The orientation of holothurians by light. *Amer. J. Physiol.*, 36, pp. 8-20.
- CROZIER, W.J., 1915 a. — A note on the physiology of the Cuvierian organs of *Holothuria captiva* Ludwig. *Amer. J. Physiol.*, 36, pp. 196-202.
- CROZIER, W.J., 1915 b. — The sensory reactions of *Holothuria surinamensis* Ludwig. *Zool. Jahrb.*, 35, pp. 233-297.
- CROZIER, W.J., 1918. — The amount of bottom material ingested by holothurians (*Stichopus*). *J. expt. Zool.*, 26, pp. 379-389.
- CRUMP, R.G., 1965. — The diurnal activity of holothurians. *Malta 65 Sump, underw. Ass. Malta*, pp. 43-45.
- EDWARDS, C.L., 1909. — Variation, development and growth in *Holothuria floridana* and *H. atra*. *Biometrika*, 6, pp. 236-300.
- ENDEAN, R., 1957. — The Cuvierian tubules of *Holothuria leucospilota*. *Quart. J. micr. Sci.*, 98, pp. 455-472.
- HÉROUARD, E., 1889. — Recherches sur les Holothuries des côtes de France. *Arch. Zool. exp. gén.*, 7, pp. 535-704.

- HYMAN, L.H., 1955. — The Invertebrates. IV. Echinodermata. 763 pp., Me Graw-Hill, New York.
- KAWAGUTI, S., 1964. — Electron microscopy on the intestinal wall of the sea cucumber with special attention to its muscle and nerve plexus. *Biol. Okayama Univ.*, 10, pp. 39-50.
- KOEHLER, R., 1921. — Faune de France. I. Echinodermes. Paris.
- KOEHLER, R., 1927. — Echinodermes des mers d'Europe. II. Echinides, Crinoïdes et Holothurides. G. Doin, Paris.
- LEDOYER, M., 1962. — Etude de la faune vagile des herbiers superficiels de Zostéracées et de quelques biotopes d'algues littorales. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, 25 (39), pp. 117-235.
- LUDWIG, H., 1889-1892. — Echinodermen. I. Die Seewalzen. In: Bronn's Klassen Ordnungen des Thierreichs, 2 (3), Leipzig.
- MITSUKURI, K., 1903. — Notes on the habits and life history of *Stichopus japonicus*. *Annot. Zool. jap.*, 5, pp. 1-21.
- MÜLLER, W.E. and ZAHN, R.K., 1972. — The adhesive behaviour in Cuvierian tubules of *Holothuria forskali*. *Cytobiol.*, 5, pp. 335-351.
- MULLBR, W.E., ZAHN, R.K. und SCHMID, K., 1970. — Morphologie und funktion der Cuvierschen Organe von *Holothuria forskali* Delle Chiaje (Echinodermata : Holothuroidea : Aspidochirota : Holothuriidae). *Z. wiss. Zool.*, 181, pp. 219-232.
- NIGRELLI, R.F., 1952. — The effects of holothurian on fish and mice with sacroma 180. *Zoologica*, 37, pp. 89-90.
- OOMEN, H.A., 1926. — Verdauungsphysiologische studien an Holothuriern. *Pubbl. Stat. Zool. Napoli*, 7, pp. 215-297.
- PAWSON, D.L., 1966. — Ecology of holothurians. In: Physiology of Echinodermata, pp. 63-72, R.A. Boolootian ed., Intersciences, New York.
- ROSATI, F., 1968. — The fine structure of the alimentary canal of holothurians. *Monit. Zool. ital.*, 2, pp. 49-86.
- RUTHERFORD, J.C., 1973. — Reproduction, growth and mortality of the holothurian *Cucumaria pseudocurata*. *Mar. Biol.*, 22, pp. 167-176.
- SANDERS, H.L., 1958. — Benthic studies in Buzzard Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3, pp. 245-258.
- SANDERS, K.L., GOUDSMIT, E.M., MILLS, E.L. and HAMPSON, G.E., 1962. — A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, 7, pp. 63-79.
- SERRA-VONBUDDENBROCK, E., 1963. — Etudes physiologiques et histologiques sur les téguments des Holothuries (*Holothuria tubulosa*). *Vie Milieu*, 14, pp. 55-70.
- SMITH, E.H., 1962. — Studies of *Cucumaria curata* Cowles 1907. *Pac. Nat.*, 3, pp. 233-246.
- TANAKA, Y., 1958. — Feeding and digestive processes in *Stichopus japonicus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 9, pp. 14-28.
- TORTONESE, E., 1965. — Fauna d'Italia. VI. Echinodermata. Calderini, Bologna.
- WALKER, K.R. and BAMBACH, R.K., 1974. — Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for paleoecological analysis. *Lethaia*, 7, pp. 67-78.
- YAMANOUCHI, T., 1929 a. — Notes on the behaviour of the holothurian *Caudina chilensis*. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, Biol., 4, pp. 73-115.
- YAMANOUCHI, T., 1929 b. — Statistical study on *Caudina chilensis*. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, Biol., 4, pp. 335-359.
- YAMANOUCHI, T., 1939. — Ecological and physiological studies on the holothurians in the coral reef of Palao Islands. *Palao trop. biol. Stat. Stud.*, 4, pp. 603-636.
- YAMANOUCHI, T., 1942. — Food habits of *Stichopus japonicus*. *Jap. J. Zool.*, 54, pp. 344-346.
- YAMANOUCHI, T., 1956. — The daily rythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 5, pp. 347-362.